植 物 分 类 与 资 源 学 报 2014, 36 (5): 629~638
Plant Diversity and Resources DOI: 10.7677/ynzwyj201413242

滇青冈和高山栲种子昆虫寄生及其对种群更新的影响*

王崇云[1], 朱 峰[1,2], 张智英[1], 和兆荣[3], 李小双[1,4], 欧光龙[1,5], 向 伶[1,6]
(1 云南大学生态学与地植物学研究所, 云南 昆明 650091; 2 广西玉林市农业信息中心, 广西 玉林 537000;
3 云南大学生命科学学院, 云南 昆明 650091; 4 国家林业局昆明勘察设计院, 云南 昆明 650216;
5 西南林业大学国家林业局西南地区生物多样性保育重点实验室, 云南 昆明 650224;
6 云南国土资源职业学院, 云南 昆明 650217)

摘要: 对昆明西山地区滇青冈 (*Cyclobalanopsis glaucoides*) 和高山栲 (*Castanopsis delavayi*) 种子 (坚果) 虫蛀率在两个年份、整个落种期和山坡不同部位的变化情况进行研究, 结果表明: ① 寄生于滇青冈种子内的象甲为青冈象 (*Curculio megadens*) 和 *Curculio* sp., 寄生于高山栲种子内的象甲是 *Curculio* sp. 和剪枝象 (*Cyllorhynchites* sp.); ② 滇青冈样地的虫蛀率为 24.84%~27.60%, 样地间无显著差异, 两年间的平均虫蛀率亦无显著差异; 高山栲样地间虫蛀率为 17.94%~26.55%, 有显著差异性, 两年间的平均虫蛀率也有显著差异。③ 高山栲的下落种子虫蛀率随时间逐步下降, 9 月和 10 月中下旬出现两个虫蛀率的高峰期; 高山栲种子内寄生的昆虫落地后即入土化蛹, 滇青冈落地种子内的寄生昆虫在初期会滞留一段时间; ④ 虫蛀率与林下实生苗数量无显著相关性, 实生苗多集中在大树周围以及草本层植物较丰富的小生境。

关键词: 滇青冈; 高山栲; 象甲; 虫蛀率; 幼苗补充
中图分类号: Q 948 **文献标识码**: A **文章编号**: 2095-0845(2014)05-629-10

Parasitism in Acorns of *Cyclobalanopsis glaucoides* and *Castanopsis delavayi* (Fagaceae) and Its Impact on Population Regeneration

WANG Chong-Yun[1], ZHU Feng[1,2], ZHANG Zhi-Ying[1], HE Zhao-Rong[3],
LI Xiao-Shuang[1,4], OU Gaung-Long[1,5], XIANG Ling[1,6]
(1 *Institute of Ecology and Geobotany*, *Yunnan University*, Kunming 650091, China; 2 *Yulin Agricultural Information Center*, Yulin 537000, China; 3 *School of Life Science*, *Yunnan University*, Kunming 650091, China; 4 *China Forest Exploration and Design on Kunming*, Kunming 650216, China; 5 *Key Laboratory of Biodiversity Conservation in Southwest China of the State Forest Administration*, *Southwest Forestry University*, Kunming 650224, China;
6 *Yunnan Land Resources Vocational College*, Kunming 650217, China)

Abstract: Insect predation on oak trees played an important role in population regeneration and seed dispersal. Insect infestation on the acorns of *Cyclobalanopsis glaucoides* and *Castanopsis delavayi* were compared between the plots at different slope position in two years at Xishan Mountain, Kunming, China. We established three plots for each tree species to observe seed rain and to collect seeds from early September to late November, covering whole seed falling season. The results showed: 1) Parasitic insects in *Cy. glaucoides* acorns were *Curculio megadens* Pelsue and Zhang and *Curculio* sp. Within *Ca. delavayi* acorns, they were *Curculio* sp. and *Cyllorhynchites* sp. 2) Infestation rates of *Cy. glaucoides* were not significantly changed among plots (24.84%~27.60%) and in two years (25.47% in 2005, and 27.11% in 2006). In contrast, there were significant spatial and temporal variation for *Ca. delavayi*, 17.94%~26.55% among plots, and 26.69% in 2005, and 16.90% in 2006. 3) Weevil-infested acorns were heter-

* 基金项目: 国家自然科学基金项目 (30960061 和 31160080)
收稿日期: 2013-12-23, 2014-07-14 接受发表
作者简介: 王崇云 (1971-) 男, 博士, 副教授, 主要从事进化生态学和植物生态学方面的研究。E-mail: cywang@ynu.edu.cn

ogeneous in falling time. Infestation rate reduced gradually among the falling acorns, and there were two peaks of weevil-infested acorns, middle to late September and middle to late October. Retention time of larvae inside the fallen acorns of *Cy. glaucoides* was longer than in *Ca. delavayi*' s. 4) Seedling recruitment may be related to insect predation. However, the weevil infestation rate was not significant related to the seedlings density among plots. There were more seedlings around big trees and at sites with higher herb coverage.

Key words: *Cyclobalanopsis glaucoides*; *Castanopsis delavayi*; Weevil; Infestation rate; Seedling recruitment

壳斗科（Fagaceae）植物是组成东亚常绿阔叶或针阔混交林的主要树种（陈焕镛和黄成就，1998）。壳斗科植物种子普遍具有较高的虫蛀率（Branco，2002；Crawley 和 Long，1995；Vander Wall，2001；费世民等，2005，2006；Leiva 和 Ferna′ndez-Ale′s，2005；Miller 和 Schlarbaum，2005；胡星明等，2005；Xiao 等，2007），昆虫寄生于植物种子内将损毁种子、降低种子的活力并进而影响到种群的自然更新（Andersson，1992；Borchert 等，1989；李宏俊和张知彬，2001）。北京辽东栎（*Quercus liaotungensis*）的种子虫蛀率为 45.4%，是影响辽东栎种群自然更新的关键因素之一（于晓东等，2001）。原生林和次生林中栲树（*Castanopsis fargesii*）的虫蛀率都较高（肖治术等，2001），分别为 31.58% 和 66.67%，对种群更新产生较大压力。

目前认为，壳斗科植物种子产量的周期性大年理论揭示出一种可能的防御机制，这与“捕食者饱和”（predator satiation）现象密切相关（Janzen，1971；Silvertown，1980；Kelly，1994；Koenig 等，2002；陈波等，2003；Miller 和 Schlarbaum，2005）。但是，非适应性的资源吻合假说（Abrahamson 和 Layne，2003）、寄生昆虫的滞育现象（Menu 和 Debouzie，1993；Maeto 和 Ozaki，2003；Soula 和 Menu，2003，2005；Fukumoto 和 Kajimura，2011）对周期性大年理论提出了质疑，不应过分强调植物种子饱和机制对昆虫取食的抵御作用（Espelta 等，2009）。例如，辽东栎种子生产小年的虫蛀率高于种子生产大年，坡向和坡位对种子虫蛀率有影响（Yu 等，2003），中坡位的昆虫种类最多（Yu 等，2010）。因此，种子产量的年际变化并非惟一影响虫蛀率的因素。

昆明西山的半湿润常绿阔叶林是滇中高原的地带性植被，保存完好，滇青冈（*Cyclobalanopsis glaucoides* Schottky）林和高山栲（*Castanopsis delavayi* Fr.）林成片分布，虫害造成 85.7% 的滇青冈种子损失（苏文华等，2001，2002），预示着昆虫寄生对种群更新有较大影响。但不同树种种子的寄生昆虫种类是什么，是否有专性寄生现象？两种群落类型虫蛀率的时空变化特征如何？种子产量与昆虫寄生之间的相关性如何？本文旨在探明滇青冈和高山栲种子的主要寄生昆虫种类，二寄主植物被昆虫寄生种子下落的时空特征如何，种子雨、虫蛀率和现存实生苗间是否存在关联。

1 研究区概况

研究地西山地处 24°41′～25°26′ N，102°21′～102°54′ E 之间，位于滇池西北岸，昆明市西部。该地区气候属低纬度高原季风气候并受地形起伏影响，冬无严寒，夏无酷暑，年平均气温 12～15 ℃，最冷月平均气温 6 ℃以上，最热月平均气温 20 ℃以下，气温年较差在 10 ℃左右，月较差 11 ℃以上，日较差最大为 15 ℃以上，年≥10 ℃活动积温为 2 600～5 300 ℃，无霜期达 257 d 左右。年平均降雨量 900～1 200 mm，受北部湾、孟加拉湾海面季风和青藏高原、西伯利亚寒流的影响，有明显的干季和雨季，年内各月降水差异明显，从 11 月到次年 4 月，雨量仅占全年 10%，5-10 月为雨季，雨日雨量多，降水量占全年的 90%。植被类型主要是以滇青冈、高山栲为优势的半湿润常绿阔叶林及以云南松（*Pinus yunnanensis*）、华山松（*P. armardii*）和滇油杉（*Keteleeria evelyniana*）为优势的暖温性针叶林（金振洲和彭鉴，1998）。

2 研究方法

2.1 野外调查

在昆明西山华亭寺至太华寺一段面向滇池一侧，按高、中、低海拔大致选取上、中、下坡位的滇青冈林和高山栲林样地各 3 块（表 1），样地面积 20 m×20 m，处于森林内部，尽量避免游人干扰，样地群落的乔木层郁

表 1　滇青冈林和高山栲林调查样地概况

Table 1　Plots situation of *Cyclobalanopsis glaucoides* and *Castanopsis delavayi*

群落类型 Community types	样地编号 Plot code	地点 Locality	群落高度 Community height/m	海拔 Altitude/m	坡向 Aspect/°	坡度 Slope gradient/°
滇青冈林	D1	苏家村后山	18	1 910	SE85	30
Cyclobalanopsis glaucoides	D2	华亭寺	18	2 040	NW60	20
Forest	D3	华亭寺后山	12	2 190	NW60	10
高山栲林	G1	苏家村后山	20	1 920	NE25	10
Castanopsis delavayi	G2	苏家村后山	16	2 010	NE75	10
Forest	G3	太华小亭上方	12	2 150	NW60	20

闭度大于 80%。在每块样地中间隔 5 m 系统设置 12 个 1 m × 1 m 固定样方，从每年 9 月上旬开始间隔 5 日连续收集 2005 年和 2006 年的下落种子（坚果），持续到 11 月中旬无种子下落后结束。2006 年，以 1 m × 1 m 固定样方为中心，统计调查周围 5 m × 5 m 范围内的实生苗株数，计算实生苗密度。

2.2　寄生昆虫种类

于 2006 年 1 月将 2005 年从 6 个样地内收集的种子中随机选取 100 粒无虫孔的种子，放入 9 cm × 20 cm 标本瓶中，瓶内装有经高温处理的土壤，土壤厚度 15 cm，然后用纱布将瓶口盖住，以免羽化的成虫逃逸。定期观察记录成虫羽化出土时间和数量。实验中得到的成虫标本寄往中国科学院动物研究所，由张润志研究员鉴定。

2.3　虫蛀率

在 2005 年和 2006 年分别将样地内各样方中的种子取回，室温放置两个月，首先以有无虫孔为依据初步统计种子的虫蛀率，对所有种子进行解剖证实，并确定种子受损程度和部位，记录最终观察结果，方法参见于晓东等（2001）。

2.4　下落种子被昆虫寄生的时间异质性分析

从 2006 年 9 月 11 日清理 1 m × 1 m 固定样方，而后开始每 5 天收集一次下落的种子，持续到 11 月 10 日。收集的种子每 5 天记录一次新出幼虫的数量（以有虫孔种子数为准），连续记录两个月直至种子下落结束。统计分析滇青冈和高山栲各样地下落种子的虫蛀率和寄生昆虫离开种子的时间动态。

2.5　昆虫寄生与种群更新

每个样地内的 12 个小样方均匀分布，相距 5 m，以小样方内的种子雨密度、虫蛀率及实生苗密度代表 5 m × 5 m 网格样方内的种子雨密度、虫蛀率及实生苗密度。各样方位置、样地边界以及样地调查时记录的树木的坐标位置、胸径、基径、冠幅等信息采用 ArcView 3.3 制图（图 1），转换成矢量格式的 5 m × 5 m 网格图层。

2.6　统计分析

统计分析软件采用 SPSS 13.0。

采用 *T* 检验对不同年份下落种子的虫蛀率进行分析，以确定种子虫蛀率在年际间是否有差异；使用最小显著差数法（Least-significant difference，LSD）进行样地间虫蛀率的方差分析，以确定虫蛀率在坡位间是否存在差异性（Yu 等，2003）。

以实生苗密度为因变量，种子雨平均密度、平均虫蛀率、株数和冠幅的重叠程度 4 项指标为自变量进行逐步回归分析，对平均虫蛀率和种子雨平均密度以及平均虫蛀率和实生苗密度分别进行相关分析。

3　结果分析

3.1　寄生昆虫

2006 年培养获得了寄生昆虫，寄生于滇青冈种子内的昆虫有青冈象（*Curculio megadens*，Pelsue 和 Zhang，2003）和 *Curculio* sp.（图 2），*Curculio* sp. 所占比例较少。高山栲种子内羽化的寄生昆虫为 *Curculio* sp. 和剪枝象（*Cyllorhynchites* sp.，图 2），二者的寄生率比较接近。*Curculio* sp. 在滇青冈与高山栲的种子中均发现，但对高山栲种子的为害更重。青冈象成虫羽化出土时间为 7 月中旬至 9 月初，共羽化 7 头；而 *Curculio* sp. 成虫的出土时间为 5 月末至 7 月中旬，共羽化 6 头，二者出土时间均持续约 45 d。剪枝象共羽化 4 头。

除种类差异外，寄生昆虫在下落种子中的滞留时间也不相同，分前后 2 个月，比较种子雨前期和后期寄生象甲在下落种子中的滞留时间差异（图 3）。滇青冈第二月下落种子内寄生昆虫幼虫大部分都要在种子内滞留 15～40 d，而第一月下落种子内寄生昆虫幼虫数随滞留时间延长而迅速下降（图 3：A）。高山栲第二月下落种子内寄生昆虫幼虫需在种子内滞留 20 余天（图 3：B）。

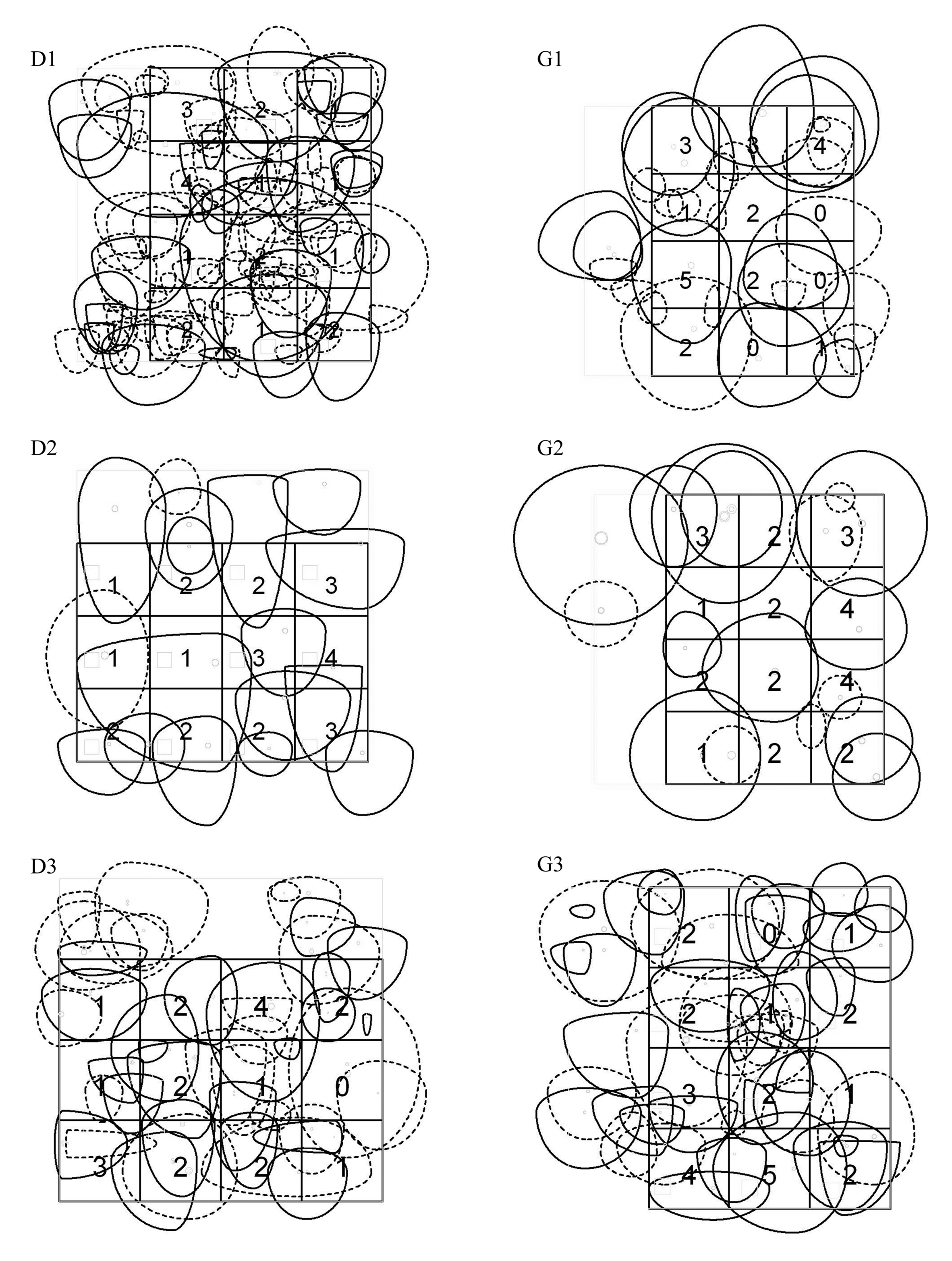


图 1　样地上层树冠及滇青冈和高山栲实生苗分布

D1-3. 滇青冈林；G1-3. 高山栲林。图中数字表示实生苗密度（个体数/m^2），实线圈表示滇青冈或高山栲的冠幅，虚线圈表示其他树种的冠幅

Fig. 1　Canopy cover and seedling distribution in the plots

D1-3. *Cyclobalanopsis glaucoides* forest; G1-3. *Castanopsis delavayi* forest. Numbers were seedlings density (individuals/m^2); Solid lines were tree crowns of *Cy. glaucoides* or *Ca. delavayi*; Dash lines were others tree's crowns

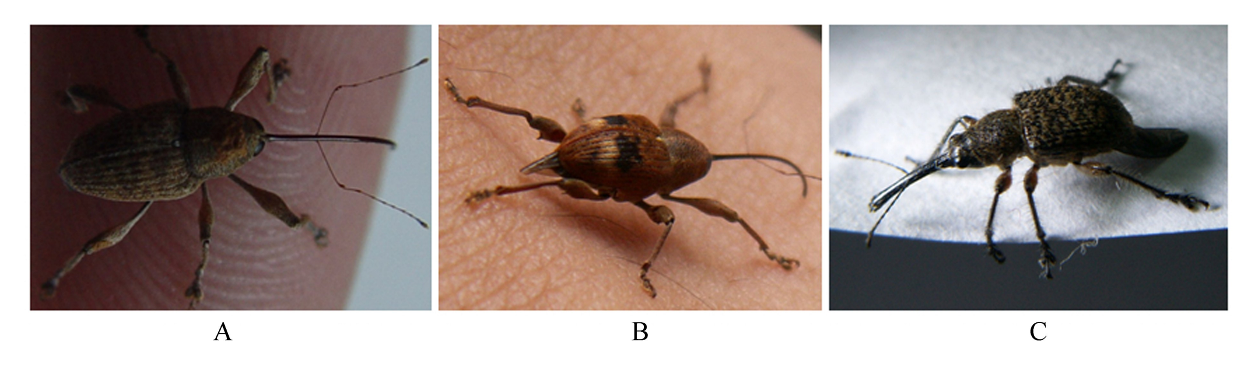


图 2 寄生于滇青冈和高山栲种子中的象甲。A. 青冈象；B. *Curculio*；C. 剪枝象

Fig. 2 Weevils species in the acorns of *Cyclobalanopsis glaucoides* and *Castanopsis delavayi*

A. *Curculio megadens* Pelsue and Zhang；B. *Curculio* sp.；C. *Cyllorhynchites* sp.

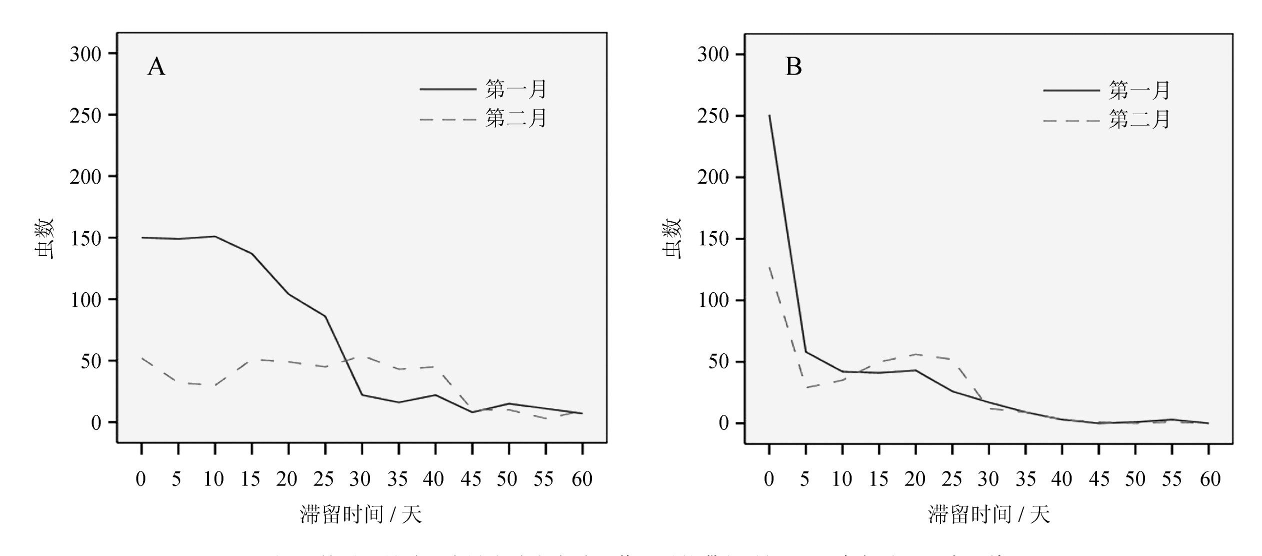


图 3 前后两月种子内昆虫幼虫在种子落地后的滞留时间。A. 滇青冈；B. 高山栲

Fig. 3 The period of larva stagnate in acorn after it falls to the ground in two months

A. *Cyclobalanopsis glaucoides*；B. *Castanopsis delavayi*

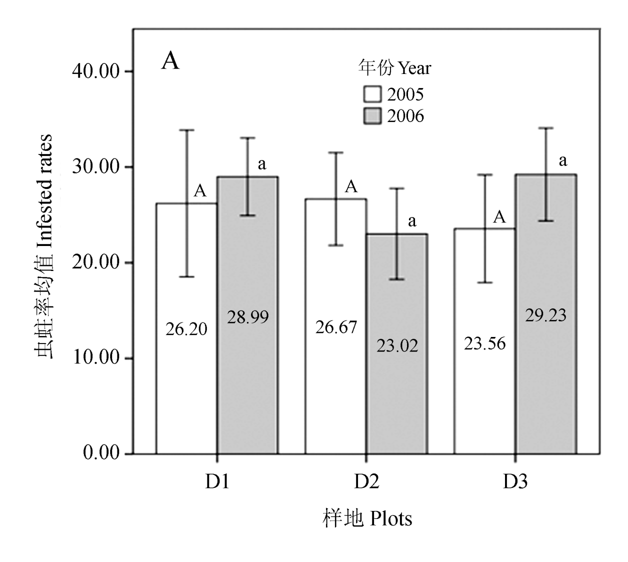
寄生于高山栲种子内的昆虫幼虫大部分在种子落地后就立即钻孔而出并入土化蛹，而寄生于滇青冈种子内的昆虫幼虫大部分在种子落地后继续滞留一段时间才钻孔、入土化蛹。

3.2 虫蛀率的时空异质性

滇青冈在 2005 年与 2006 年的种子密度分别为 118.6 个/m^2和 154.5 个/m^2，高山栲这两年的种子密度分别为 108.2 个/m^2和 149.5 个/m^2，两种寄主植物的种子产量均是 2006 年大于 2005 年。2005 年和 2006 年滇青冈种子的虫蛀率分别为 25.47%和 27.11%，无显著差异（$t=-0.808$，$P=0.422$），各样地的虫蛀率在两年间也无显著差异（图 4：A）；高山栲种子两年间的虫蛀率分别为 26.69%和 16.90%，差异极显著（$t=4.768$，$P<0.01$），并且 G1、G2 两样地两年间的虫蛀率存在极显著差异（G1 $t=3.819$，$P<0.01$；G2 $t=4.551$，$P<0.01$；图 4：B）。

综合两年数据进行比较，D1、D2、D3 样地的滇青冈种子虫蛀率分别为 27.60%、24.84%和 26.44%，样地间无显著差异（$F=0.619$；$d.f.=2, 69$；$P=0.542$；图 4：A）；而 G1、G2、G3 样地的高山栲种子虫蛀率分别为 20.91%、17.94%和 26.55%，存在极显著差异（$F=5.177$；$d.f.=2, 69$；$P<0.01$），其中 G1 样地与 G3 样地之间（$P<0.05$）以及 G2 样地与 G3 样地之间（$P<0.01$）差异都非常显著，但 G1 样地与 G2 样地之间无显著差异（$P=0.278$），即 G3 样地种子的虫蛀率明显高于 G1、G2 样地种子的虫蛀率（图 4：B）。

滇青冈和高山栲种子雨的持续时间都比较长。本研究自9月11日起连续收集了2个月的下落种子。滇青冈林和高山栲林中下落种子虫蛀率的时间动态见图5。滇青冈和高山栲下落种子的虫蛀率逐步下降，其时间动态趋势基本一致，但各时段滇青冈下落种子的虫蛀率均高于高山栲种子。其中，在9月中下旬和10月中下旬出现高峰，而后逐步下降（图5）。



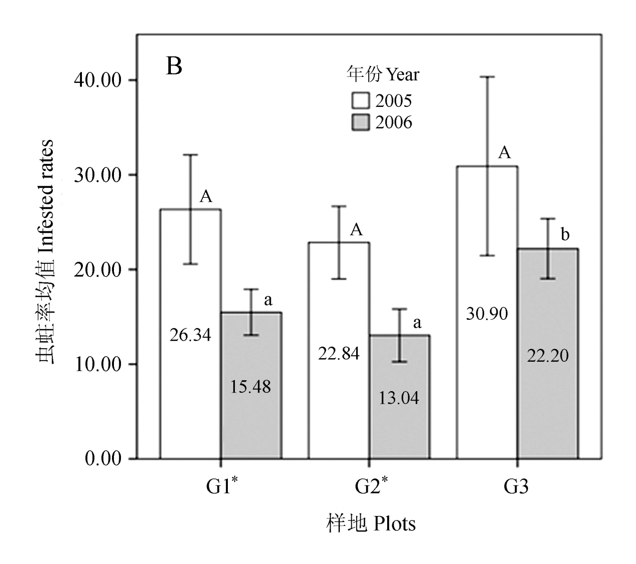


图4 两年间3个样地种子虫蛀率差异分析。A. 滇青冈；B. 高山栲

* 表示两年间差异显著（*t*-test，$P<0.05$），同一年份相同字母表示样地间差异不显著（ANOVA，LSD，$P<0.05$）

Fig. 4 Infested rate of acorns among three plots between 2005 and 2006. A. *Cyclobalanopsis glaucoides*; B. *Castanopsis delavayi*

* Variation between years were significant (*t*-test, $P<0.05$); Same latters were no significant variation between plots (ANOVA, LSD, $P<0.05$)

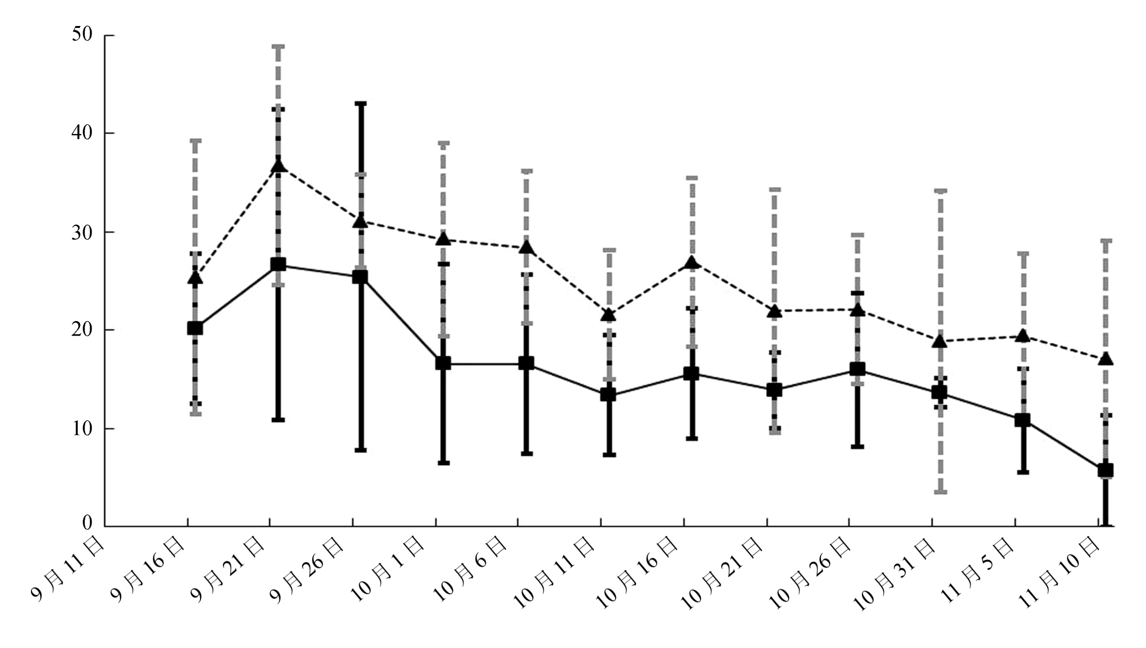


图5 滇青冈和高山栲下落种子虫蛀率动态

滇青冈—三角（均值）虚线（标准差）；高山栲—方形（均值）实线（标准差）

Fig. 4 The rate of insect parasites in acorns during seed rain season

Cyclobalanopsis glaucoides—triangle (average) and vertical dash lines (STD); *Castanopsis delavayi*—square (average) and vertical solid lines (STD)

3.3　实生苗与昆虫寄生的关系

回归分析结果表明，种子雨平均密度、平均虫蛀率、宿主植物株数和冠幅重叠程度 4 个被选择的自变量经过逐步回归过程后只有种子雨平均密度进入了回归方程。回归方程为

$Y_D = 1.094 + 0.006X_D$

式中：Y_D为滇青冈实生苗密度，X_D为滇青冈种子雨平均密度

$Y_G = 0.07 + 0.016X_G$

式中：Y_G为高山栲实生苗密度，X_G为高山栲种子雨平均密度

R^2值及修正的 R^2值显示，这两个方程的拟合度并不好。对实生苗密度与种子雨平均密度进行相关分析，二者显著相关（滇青冈 $R^2 = 0.610$，$P<0.01$；高山栲 $R^2 = 0.671$，$P<0.01$）。

两年的平均虫蛀率与种子雨平均密度之间的相关性并不显著，说明寄生昆虫并不会倾向于选择种子产量更高的植株产卵。2005 年的平均虫蛀率与 2006 年的实生苗密度之间的相关性也不显著，表明实生苗的分布是由其他因子决定而与平均虫蛀率的关系不大。实生苗更多地分布在冠幅较大的植株周围（图 1），而且实生苗较多的样方多是草本层植物较丰富的小生境（层盖度 80%以上），实生苗较少的样方多位于地表裸露的地段。

4　讨论

4.1　寄生昆虫

Desouhant（1998）和 Debouzie 等（2002）对 *Curculio elephas* Gyll. 进行的研究表明象甲种群大小非常依赖资源（用于产卵的种子、成虫补充营养的食物）的数量与质量。寄生于滇青冈种子内的 *Curculio* sp. 羽化出土时间早于青冈象，两种成虫共存的时间不长，这样就有效地避免了对适于产卵的优质种子和食物的竞争。*Curculio* sp. 主要寄生于高山栲种子，而对滇青冈种子的为害较轻，这可能与滇青冈种子内单宁含量远高于高山栲种子（谢碧霞和谢涛，2002）有关，即 *Curculio* sp. 可能还未像青冈象那样适应这类防御性的次生代谢产物。研究中发现高山栲种子的败育率较高（51.21%），这可能使其寄生昆虫在营养补充及产卵等关键时期无法找到足够的资源，从而逃避了寄生，当然也可能是昆虫寄生导致种子败育，无论如何都是一种防御策略。滇青冈以提高种子内单宁含量来抑制寄生昆虫的危害，则是一种化学防御策略。

前后两月收集的种子内寄生昆虫幼虫在种子下落后滞留时间有所差异，且前后两个月中主要的入土化蛹昆虫的种类不同。滇青冈种子内寄生昆虫的幼虫入土化蛹时间在前后两月的巨大差异可能与 *Curculio* sp. 和青冈象（*Curculio megadens* Pelsue and Zhang）的成虫共存时间较短有关。*Curculio* sp. 成虫的出现时间先于青冈象一个多月，若两者的卵历期和幼虫历期相似，则后者幼虫成熟时间也应比前者晚一个多月。因此，前一个月的滇青冈种子里有较多的 *Curculio* sp. 而后一个月的滇青冈种子里主要是青冈象。剪枝象（*Cyllorhynchites* sp.）的成虫出现盛期也很可能晚于 *Curculio* sp.，导致后一个月的高山栲种子里有更多的剪枝象。滇青冈下落种子内寄生昆虫幼虫在种子落地后要在种子内滞留一段时间后才入土化蛹，高山栲后一个月下落种子内的寄生昆虫中明显有一部分也要在种子内滞留一段时间才入土化蛹，这也是剪枝象幼虫的特性。滇青冈和高山栲下落种子有两个寄生昆虫数的高峰期，反映出不同时期下落种子内寄生昆虫种类的差异。

4.2　虫蛀率及其时空异质性

在本研究中，滇青冈和高山栲种子的虫蛀率低于其他研究结果（苏文华，2002；费世民等，2006），这可能有两个原因：① 滇青冈和高山栲在 2005 年和 2006 年均有较高的种子雨密度。费世民等（2005，2006）在攀枝花对高山栲进行研究时，发现其种子雨密度为 2.3～2.8 个/m^2，远低于本研究中高山栲的种子雨密度。苏文华等（2001，2002）对昆明西山的滇青冈进行研究时未记录种子雨大小。植株结实量与虫蛀率具有负相关（Miller 和 Schlarbaum，2005）。本研究的结果是种子结实多的年份里虫蛀率较低，这与壳斗科植物种子产量的周期性大年理论预测结果相符，但本研究的数据还不足以验证周期性大年理论。② 样地的位置效应。Lo′pez-Barrera 和 Newton（2005）对墨西哥南部恰帕斯州 3 种栎属植物（*Quercus crassifolia*，*Q. rugosa* 和 *Q. laurina*）的研究表明，种子在不同生境（林内、林缘及

草地）有着不同的虫蛀率和成苗率，虫蛀率在林内高于林缘而林缘又高于草地，成苗率则在草地最高而林内与林缘相似。Orrock 等（2003）在美国南卡罗来纳进行的研究也强调边界效应对不同类群动物取食的影响，即鼠类更多地在草地、林缘及廊道附近取食植物种子而无脊椎动物更多地在斑块内部取食植物种子。本研究样地处于风景名胜区，样地选择已尽量避开了人为干扰，但仍不可能完全排除潜在影响。

此外，种子虫蛀率还受其他因素影响。较大的种子质量、较高的单宁含量和秋季萌发是种子抵御昆虫寄生的重要适应策略（Vander Wall，2001；Xiao 等，2007）。Desouhant（1998）认为象甲在产卵时是依据种子质量来选择产卵种子，Maeto 和 Ozaki（2003）亦证明 *Quercus crispula* 种子的虫蛀率与种子雨密度之间没有显著的相关性。滇青冈和高山栲种子虫蛀率与种子雨密度之间无显著相关性，推测种子质量是重要的因素之一。Yu 等（2003）研究辽东栎（*Q. liaotungensis*）被昆虫寄生种子下落的时空异质性时，发现种子产量的高低和坡位对辽东栎的种子虫蛀率有明显影响。种子产量低的年份虫蛀率差异显著，种子产量高的年份差异不显著。滇青冈在所调查的两年内结实量均较高，虫蛀率在两年间无显著差异。山坡上部的辽东栎种子比山坡下部的种子有更高的虫蛀率，高山栲上坡位样地种子的虫蛀率亦明显高于中、下坡位样地种子的虫蛀率。Yu 等（2003）认为这是因为位于山坡上部的样地内树冠较低，而象甲成虫的活动能力较弱，更愿意在树冠较低的山坡上部产卵。本研究中上坡位高山栲样地的群落高度也是最低的。

高山栲种子虫蛀率在不同年份间以及不同样地间的显著差异可能与高山栲的物种特性有关。高山栲种子有许多不同于滇青冈及栎属植物种子的生物学和生态学特性，高山栲种子有较高的败育率、较低的单宁含量、种子翌年成熟等。

4.3 昆虫寄生与种群更新

本研究中，2006 年调查的实生苗与 2005 年的种子平均虫蛀率无显著相关关系。昆虫寄生损毁种子，但受损种子仍有一定活力并保持较高的萌发率（Branco 等，2002；Hou 等，2010）。圣栎（*Quercus ilex* subsp. *ballota*）昆虫寄生种子的活力降低 15%（Leiva 和 Fernaʹndez-Aleʹs，2005），红栎（*Quercus rubra*）象甲寄生的种子仍有 26% 的萌发率（Lombardo 和 McCarthy，2009）。这样看来，高的虫蛀率可能不是影响滇青冈和高山栲种群更新的主要因素。

昆虫寄生后的后续生态过程对种群动态也有较大影响。比如，昆虫寄生后会影响脊椎动物取食和搬运种子时的选择取向，可出现两种情况：① 脊椎动物对种子没有选择倾向，寄生昆虫通过控制种子的虫蛀率来影响种群更新（Crawley 和 Long，1995）；② 脊椎动物对好种子有选择倾向，即脊椎动物可以识别被昆虫寄生的种子（Smallwood 等，2001；Xiao 等，2003；Muñoz 和 Bonal，2008；Perea 等，2012），这样昆虫寄生将加大对种子库的压力，不利于种群更新（肖治术等，2001）。

成年高大植株具有更高的种子产量可能是实生苗更多的集中在大树周围的原因之一，实生苗密度与种子雨平均密度通常呈正相关。另外，群落微环境差异也是重要的原因，落到灌木、草本植物较丰富地点的种子更有可能躲过脊椎动物取食而顺利长成幼苗（肖治术等，2001；Goʹmez 等，2003）。

5 结论

（1）滇青冈和高山栲种子内的寄生象甲种类不完全相同，滇青冈为青冈象（*Curculio megadens*，Pelsue and Zhang，2003）和 *Curculio* sp.，高山栲种子内为 *Curculio* sp. 和剪枝象（*Cyllorhynchites* sp.）。

（2）滇青冈种子的虫蛀率两年间（2005-2006 年）和样地间无显著差异；高山栲种子虫蛀率在两年间差异极显著，且样地间的虫蛀率亦存在极显著差异，海拔高群落高度低的高山栲群落虫蛀率较高。

（3）滇青冈下落种子内寄生象甲的滞留时间要长于高山栲，高山栲种子内的寄生幼虫多落地后即入土化蛹。滇青冈种子雨前期种子内的幼虫滞留时间长于种子雨后期。

（4）种子虫蛀率与种子雨密度、实生苗无显著相关性；实生苗密度与种子雨密度显著相关，大树周围和草本层盖度大的地段实生苗数量多。

致谢 本研究采集的象甲标本由中国科学院北京动物所张润志研究员鉴定。

［参 考 文 献］

陈焕镛, 黄成就, 1998. 中国植物志 第22卷［M］. 北京：科学出版社

金振洲, 彭鉴, 1998. 昆明植被［M］. 昆明：云南科技出版社

Abrahamson WG, Layne JN, 2003. Long-tern patterns of acorn production for five oak species in xeric Florida uplands［J］. *Ecology*, **84** (9)：2476—2492

Andersson C, 1992. The effect of weevil and fungal attacks on the germination of *Quercus robur* acorns［J］. *Forest Ecology and Management*, **50**：247—251

Borchert MI, Davis FW, Michaelsen J *et al.*, 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California［J］. *Ecology*, **70**：389—404

Branco M, Branco C, Merouani H *et al.*, 2002. Germination success, survinal and seedling vigour of *Quercus suber* acorns in relation to insect damage［J］. *Forest Ecology and Management*, **166**：159—164

Chen B (陈波), Song YC (宋永昌), Da LJ (达良俊), 2003. A review on mast seeding studies［J］. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **14** (1)：117—120

Crawley MJ, Long CR, 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L［J］. *Journal of Ecology*, **83**：683—696

Debouzie D, Desouhant E, Oberli F *et al.*, 2002. Resource limitation in natural populations of phytophagous insects—A long-term study case with the chestnut weevil［J］. *Acta Oecologica*, **23**：31—39

Desouhant E, 1998. Selection of fruits for oviposition by the chestnut weevil, *Curculio elephas*［J］. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **86**：71—78

Espelta JM, Corte′s P, Molowny-Horas R *et al.*, 2009. Acorn crop size and pre-dispersal predation determine inter-specific differences in the recruitment of co-occurring oaks［J］. *Oecologia*, **161**：559—568

Fei SM (费世民), He YP (何亚平), Yang GY (杨灌英) *et al.*, 2005. Studies on seed rain dynamics of *Castanopsis delavayi* population in the mountainous area in Panzhihua City［J］. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), **26** (4)：1—8

Fei SM (费世民), Peng ZH (彭镇华), Yang DS (杨冬生) *et al.*, 2006. Seed rain and seed bank of *Castanopsis delavayi* populations in mountainous area of Southwest Sichuan［J］. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **42** (2)：49—55

Fukumoto H, Kajimura H, 2011. Effects of asynchronous acorn production by co-occurring Quercus trees on resource utilization by acorn-feeding insects［J］. *Journal of Forest Research*, **16**：62—67

Go′mez JM, Garcı′a D, Zamora R, 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest［J］. *Forest Ecology and Management*, **180**：125—134

Hou X, Yi X, Yang Y *et al.*, 2010. Acorn germination and seedling survival of *Quercus variabilis*：effects of cotyledon excision［J］. *Annual of Forest Science*, **67**：711p1—p7

Hu XM (胡星明), Cai YL (蔡永立), Li K (李恺) *et al.*, 2005. Spatial and temporal pattern of *Castanopsis fargesii* seed rain in evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park of Zhejiang, China［J］. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **16** (5)：815—819

Janzen DH, 1971. Seed predation by animals［J］. *Annual Review of Ecology and Systematics* , **2**：465—492

Kelly D, 1994. The evolutionary ecology of mast seeding［J］. *Trends in Ecology and Evolution*, **9** (12)：465—470

Koenig WD, Knops JMH, Carmen WJ, 2002. Arboreal seed removal and insect damage in three California oaks［A］. *USDA Forest Service General Technical Report*, PSW-GTR-184, 193—204

Leiva M, Ferna′ndez-Ale′s R, 2005. Holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) acorns infestation by insects in Mediterranean dehesas and shrublands Its effect on acorn germination and seedling emergence［J］. *Forest Ecology and Management*, **212**：221—229

Li HJ (李宏俊), Zhang ZB (张知彬), 2001. Relationship between animals and plant regeneration by seed Ⅱ. Seed predation , dispersal and burial by animals and relationship between animals and seedling establishment［J］. *Biodiversity Science* (生物多样性), **9** (1)：25—37

Lo′pez-Barrera F, Newton A, 2005. Edge type effect on germination of oak tree species in the Highlands of Chiapas, Mexico［J］. *Forest Ecology and Management*, **217**：67—79

Lombardo JA, McCarthy BC, 2009. Seed germination and seedling vigor of weevil-damaged acorns of red oak［J］. *Canadian Journal of Forest Research*, **39**：1600—1605

Maeto K, Ozaki K, 2003. Prolonged diapause of specialist seed-feeders makes predator satiation unstable in masting of *Quercus crispula*［J］. *Oecologia*, **137**：392—398

Menu F, Debouzie D, 1993. Coin-flipping plasticity and prolonged diapause in insects：example of the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera：Curculionidae)［J］. *Oecologia*, **93**：367—373

Miller DR, Schlarbaum SE, 2005. Acorn fall and weeviling in a Northern Red Oak seedling orchard［J］. *Journal of Entomological Science*, **40** (1)：31—38

Muñoz A, Bonal R, 2008. Seed choice by rodents：learning or inheritance?［J］. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**：913—922

Orrock JL, Danielson BJ, Burns MJ *et al.*, 2003. Spatial ecology of predator-prey interactions：corridors and patch shape influence seed predation［J］. *Ecology*, **84** (10)：2589—2599

Pelsue FW, Zhang R, 2003. A review of the genus Curculio from China with descriptions of fourteen new species. Part IV. The Curculio sikkimensis (Heller) group (Coleoptera：Curculionidae：Cur-

culioninae: Curculionini) [J]. *The Coleopterists Bulletin*, **57** (3): 311—333
Perea R, Lo'pez D, Miguel AS *et al.*, 2012. Incorporating insect infestation into rodent seed dispersal: better if the larva is still inside [J]. *Oecologia*, **170**: 723—733
Silvertown JW, 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, **14**: 235—250
Smallwood PD, Steele MA, Faeth SH, 2001. The ultimate basis of the caching preferences of rodents, and the oak-dispersal syndrome: tannins, insects, and seed germination [J]. *American Zoologist*, **41** (4): 840—851
Soula B, Menu F, 2003. Variability in diapause duration in the chestnut weevil: mixed ESS, genetic polymorphism or bet-hedging? [J] *OIKOS*, **100**: 574—580
Soula B, Menu F, 2005. Extended life cycle in the chestnut weevil: prolonged or repeated diapause? [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **115**: 333—340
Su WH (苏文华), Zhang GF (张光飞), 2002. Dynamics of the seed bank of *Cyclobalanopsis glaucoides* in *Cyclobalanopsis glaucoides* forest on the Xishan Mountain in Kunming [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **24** (3): 289—294
Su WH (苏文华), Zhang GF (张光飞), Zhang C (张诚), 2001. Biological and ecological studies on seed germination of *Cyclobalnopsis glaucoides* [J]. *Seed* (种子), **118**: 29—31
Vander Wall SB, 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal [J]. *The Botanical Review*, **67** (1): 74—117
Xiao Z, Harris MK, Zhang Z, 2007. Acorn defenses to herbivory from insects: Implications for the joint evolution of resistance, tolerance and escape [J]. *Forest Ecology and Management*, **238**: 302—308
Xiao Z, Zhang Z, Wang Y, 2003. Rodent's Ability to discriminate weevil-Infested acorns: potential effects on regeneration of nut-bearing plants [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **23** (4): 312—320
Xiao ZS (肖治术), Wang YS (王玉山), Zhang ZB (张知彬), 2001. Seed bank and the factors influencing it for three Fagaceae species in Dujiangyan Region, Sichuan [J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), **9** (4): 373—381
Xie BX (谢碧霞), Xie T (谢涛), 2002. Exploitation study of acorn resources in China [J]. *Journal of Central South Forestry University* (中南林学院学报), **22** (3): 37—41
Yu XD (于晓东), Zhou HZ (周红章), Luo TH (罗天宏) *et al.*, 2001. Insect infestation and acorn fate in *Quercus liaotungensis* [J]. *Acta Entomologica Sinica* (昆虫学报), **44** (4): 518—524
Yu XD, Luo TH, Zhou HZ, 2010. Distribution of ground-dwelling beetle assemblages (Coleoptera) across ecotones between natural oak forests and mature pine plantations in North China [J]. *Journal of Insect Conservation*, **14**: 617—626
Yu XD, Zhou HZ, Luo TH, 2003. Spatial and temporal variations in insect-infested acorn fall in a *Quercus liaotungensis* forest in North China [J]. *Ecological Research*, **18**: 155—164